

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

БИОЛОГИЯ

Tomsk State University Journal of Biology

Научный журнал

2011

№ 1 (13)

Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-29499
от 27 сентября 2007 г.

Журнал «Вестник Томского государственного университета. Биология»
входит в «Перечень ведущих рецензируемых научных журналов
и изданий, в которых должны быть опубликованы
основные научные результаты диссертаций
на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук»
Высшей аттестационной комиссии



ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

НАУЧНО-РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Майер Г.В., д-р физ.-мат. наук, проф. (председатель); **Дунаевский Г.Е.**, д-р техн. наук, проф. (зам. председателя); **Ревушкин А.С.**, д-р биол. наук, проф. (зам. председателя); **Катунин Д.А.**, канд. филол. наук, доц. (отв. секр.); **Аванесов С.С.**, д-р филос. наук, проф.; **Берцун В.Н.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Гага В.А.**, д-р экон. наук, проф.; **Галажинский Э.В.**, д-р психол. наук, проф.; **Глазунов А.А.**, д-р техн. наук, проф.; **Голиков В.И.**, канд. ист. наук, доц.; **Горцев А.М.**, д-р техн. наук, проф.; **Гураль С.К.**, канд. филол. наук, проф.; **Демешкина Т.А.**, д-р филол. наук, проф.; **Демин В.В.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Ершов Ю.М.**, канд. филол. наук, доц.; **Зиновьев В.П.**, д-р ист. наук, проф.; **Канов В.И.**, д-р экон. наук, проф.; **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф.; **Кузнецов В.М.**, канд. физ.-мат. наук, доц.; **Кулижский С.П.**, д-р биол. наук, проф.; **Парначев В.П.**, д-р геол.-минер. наук, проф.; **Петров Ю.В.**, д-р филос. наук, проф.; **Портнова Т.С.**, канд. физ.-мат. наук, доц., директор Издательства научно-технической литературы; **Потекаев А.И.**, д-р физ.-мат. наук, проф.; **Прокументов Л.М.**, д-р юрид. наук, проф.; **Прокументова Г.Н.**, д-р пед. наук, проф.; **Савицкий В.К.**, зав. редакционно-издательским отделом; **Сахарова З.Е.**, канд. экон. наук, доц.; **Слижов Ю.Г.**, канд. хим. наук, доц.; **Сумарокова В.С.**, директор Издательства ТГУ; **Сущенко С.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Тарасенко Ф.П.**, д-р техн. наук, проф.; **Татьянин Г.М.**, канд. геол.-минерал. наук, доц.; **Унгер Ф.Г.**, д-р хим. наук, проф.; **Уткин В.А.**, д-р юрид. наук, проф.; **Шилько В.Г.**, д-р пед. наук, проф.; **Шрагер Э.Р.**, д-р техн. наук, проф.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ ЖУРНАЛА «ВЕСТНИК ТОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА. БИОЛОГИЯ»

Кулижский С.П., д-р биол. наук, проф., зав. каф. почвоведения и экологии почв, директор Биологического института (председатель); **Асгафурова Т.П.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. агрономии, директор Сибирского ботанического сада ТГУ (зам. председателя); **Гуреева И.И.**, д-р биол. наук, проф., зав. Гербарием П.Н. Крылова (зам. председателя); **Москвитина Н.С.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. зоологии позвоночных и экологии (зам. председателя); **Акимова Е.Е.**, канд. биол. наук, м.н.с. ОСП «НИИ ББ ТомГУ» (отв. секретарь); **Кривова Н.А.**, д-р биол. наук, проф., директор ОСП «НИИ ББ ТомГУ»; **Бушов Ю.В.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии человека и животных; **Данченко А.М.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. лесоведения и зеленого строительства; **Карначук Р.А.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. физиологии и биотехнологии растений; **Пяк А.И.**, д-р биол. наук, проф. каф. ботаники; **Свиридова Т.П.**, канд. биол. наук, зам. директора Сибирского ботанического сада ТГУ; **Стегний В.Н.**, д-р биол. наук, проф., зав. каф. цитологии и генетики.

БОТАНИКА

УДК 581.526.426.2 (470.1)

И.Б. Кучеров¹, А.А. Зверев²

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург)

² Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

ЛИСТВЕННИЧНЫЕ ЛЕСА СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. II. СРЕДНЕ- И СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ ЛЕСА

Методом доминантно-флористической классификации выделено 10 синтаксонов средне- и северотаежных лиственничных лесов на северо-востоке Европейской России – 4 ассоциации с 9 субассоциациями. Проанализировано географическое распространение синтаксонов и характер их приуроченности к силикатным, карбонатным либо сульфатным горным породам.

Ключевые слова: *Larix sibirica*; северная тайга; северо-восток Европейской России; известняки; гипсы; карст; лесные пожары; классификация растительности.

Настоящая статья продолжает цикл публикаций, посвященных лиственничникам (из *Larix sibirica* Ledeb.) европейского Северо-Востока; она посвящена лесам северной и средней тайги.

В отличие от сообществ предтундровых и подгольцовых редколесий [1] северо- и среднетаежные лиственничные леса в большинстве своем являются не коренными, а производными. Лиственница, если этому не способствуют внешние факторы (крутизна склонов, карстовые процессы, низовые пожары и т.д.; см. ниже), в лесах северной и тем более средней тайги не возобновляется под собственным пологом и быстро сменяется елью (*Picea obovata*), не выдерживая конкуренции со стороны последней. При регулярных внешних нарушениях (карстовая и/или гравитационная эрозия, ежегодное отложение наилка и т.д.) смена лиственницы елью может затормаживаться вплоть до полной остановки, но соответствующие сообщества можно считать лишь условно-коренными, так как они стабилизированы извне.

При классификации лиственничных лесов северной и средней тайги использованы 102 описания, из них 63 выполнены первым из авторов статьи в 1999–2000 и 2006–2007 гг. на территории Архангельской области и Республики Коми, 39 взяты из литературных источников [2–7]. Как и в предыдущей публикации [1], классификация выполнена с использованием программы IBIS 6.0 [8] на основе доминантно-флористического метода. Выделенные синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу (см. таблицу). Номенклатура сосудистых растений приводится по С.К. Черепанову [9], листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афоной [10], печеночных мхов – по Н.А. Константиновой и др. [11], лишайников – по О. Vitikainen et al. [12].

Экологические характеристики диагностических групп видов основаны на «Арктической флоре СССР» [13], шкалах Л.Г. Раменского [14] и В.Д. Лопатина [15]. Данные о распространении сосудистых растений приводятся по Е. Hultén и М. Fries [16] и Н. Meusel et al. [17], мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афонинной [10], И.И. Абрамову и Л.А. Волковой [18]. Материал частично публиковался ранее [19, 20], однако увеличение объема данных для анализа позволило добиться большей его упорядоченности, в том числе сократить число ассоциаций.

В отличие от крайнесеверотаежных и подгольцовых лиственничников во всех синтаксонах постоянны «спутники» ели из состава темнохвойно-таежного флороченотического комплекса [21]. В основном это тенелюбивые мезофиты (*Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Goodyera repens*, из мхов – *Dicranum polysetum*), отчасти также виды более высокого светолюбия (*Melampyrum pratense*, *Diphasiastrum complanatum*). Повсеместны *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea* и *Avenella flexuosa*, в крайнесеверной тайге детерминантные лишь для лишайниково-зеленомошных и зеленомошных типов [1].

Ledo-Laricetum (L.) – **лиственничник багульниково-брусничный** (№ 1; см. таблицу), из всех типов северотаежных лиственничных лесов наиболее сходен по своему флористическому составу и облику с сообществами предтундровых редколесий [1, 19, 20]. Сообщества описаны на правом берегу р. Пинеги (Архангельская обл.), в средней части крутых (25–60°) северных склонов карстовых логов, на выветренном гипсе, иногда перекрытом тонким слоем суглинка. Сомкнутость 1-го яруса древостоя (0,1) 0,4 (0,7) при высоте 13–16 м. К *Larix sibirica* примешиваются *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* (по 5%) и *Picea obovata* (до 2%). Последние 2 вида формируют 2-й ярус древостоя сомкнутостью 0,1–0,3 и высотой 8 м. Подрост ели малообилен (2%), лиственницы – единичен. Смене лиственницы елью препятствуют крутизна склонов и мощная (15–50 см), часто оторфованная моховая подстилка. В подлеске присутствуют *Juniperus communis* s.l. (10%), *Sorbus aucuparia* s.l., а также гипоарктические кальцефиты *Salix arbuscula* (5%) и *S. recurvigemmis*, характерные и для других типов светлохвойных лесов на пинежском сульфатном карсте [19, 20]. Общее проективное покрытие подроста и подлеска варьирует от 5–15 до 30–35%, травяно-кустарничкового покрова – от 45–60 до 100%. В составе последнего бореальные виды эрикоидных кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* – 45%) сочетаются с гипоарктическими (*Ledum palustre* – 20%; *Empetrum hermaphroditum* – 5%; *Vaccinium uliginosum*) и арктоальпийскими (*Arctous alpina*: 10%). Моховой покров сомкнут; к преобладающим таежно-лесным зеленым мхам (*Hylocomium splendens*: 65%, *Pleurozium schreberi* – 10%) часто примешиваются сфагновые (*Sphagnum capillifolium*, *S. warnstorffii*; в сумме иногда до 30%). В то же время на микроповышениях, где слой подстилки истончается, встречаются *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina* (в сумме до 10%). Здесь же можно встретить бореально-монтанные виды *Carex alba*, *Arctostaphylos uva-ursi* и даже арктоальпийский кустарничек *Dryas octopetala* s.l., что сближает синтаксон с развитыми в этом же ландшафте белоосоково-толокнянковыми сосновыми редколесьями на гипсовых останцах (*Carici albae*-*Pinetum* [19, 20]).

**Фитоценотическая характеристика лиственных лесов северной
и средней тайги Европейской России**

Вид	Ярус	Синтаксоны									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pedicularis lapponica</i>	c	38	–	–	–	–	9	–	–	–	–
<i>Sphagnum capillifolium</i>	d	2 25	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	1 50	1 60	–	–	1 18	9 45	–	–	–	–
<i>Ledum palustre</i>	c	17 100	40	–	18	9 1 18	18	–	–	–	–
<i>Arctous alpina</i>	c	15 63	–	–	–	–	18	–	–	–	–
<i>Salix arbuscula</i>	b	3 100	–	–	–	27 4 64	1 55	–	–	–	–
<i>Hedysarum alpinum+</i> <i>arcticum</i>	c	38	–	–	–	18	–	–	–	–	–
<i>Ditrichum flexicaule</i>	d	13	–	–	–	9 9	18	–	–	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	c	1 63	–	14	9	5 82 9 82	8 100	5 60	7 100	11 100	
<i>Carex digitata</i>	c	25	–	–	–	18 45	2 100	2 80	25	–	
<i>Salix recurvigemmis</i>	b	75	–	–	–	18 55	36	–	–	–	
<i>S. bebbiana</i>	b	38	–	–	–	9 1 36	1 45	–	–	–	
<i>Astragalus frigidus</i>	c	13	–	–	–	– 9	27	1 20	–	–	
<i>Pohlia lescuriana</i>	d	38	–	–	–	– 9	–	–	–	–	
<i>Luzula pilosa</i>	c	–	1 80	1 86	73	64	36 55	1 60	38	25	
<i>Dicranum scoparium</i>	d	1 50	10	14	1 45	1 45	36 6 55	2 80	1 38	–	
<i>Lycopodium annotinum</i>	c	13	3 70	71	2 73	18	18	–	1 25	25	
<i>Polytrichum commune</i>	d	13	4 80	5 100	1 45	18	–	–	1 19	1 25	
<i>Oxalis acetosella</i>	c	–	–	–	27	3 82	27 9	16 60	7 88	15 100	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	c	–	–	–	3 36	8 64	– 9	1 20	4 56	4 50	
<i>Melampyrum sylvaticum</i> s.l.	c	–	–	–	18	27 9	36 60	– 31	– 8	–	
<i>Pyrola rotundifolia</i>	c	13	–	–	–	9 2 64	1 36	–	19	–	
<i>Lathyrus vernus</i>	c	13	–	14	–	1 55	1 45	1 82	4 100	4 94	
<i>Daphne mezereum</i>	b	–	–	14	–	36	18 55	20	1 44	–	
<i>Hieracium bifidum</i> s.l.	c	13	–	–	–	9	– 27	20	–	–	
<i>Melica nutans</i>	c	13	–	–	–	1 36	1 64	2 100	6 100	4 81	
<i>Rhynidiadelphus triquetrus</i>	d	–	1 10	–	9	15 64	1 55	5 36	20 9 63	4 67	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	c	–	– 10	–	9	1 27	– 18	40	4 81	17	
<i>Lonicera pallasii + altaica</i>	b	38	–	–	9	27	64 55	1 40	1 69	1 58	
<i>Thalictrum minus</i> s.l.	c	–	–	–	–	1 27	45 1 73	7 80	7 75	2 58	
<i>Equisetum pratense</i>	c	–	–	–	–	27	1 18	– 1 20	2 25	11 100	
<i>Trollius europaeus</i>	c	–	–	–	–	–	18 9	–	1 31	1 33	
<i>Valeriana wolgensis</i>	c	–	–	–	–	–	–	–	1 38	2 42	
<i>Epipactis atrorubens</i>	c	13	–	–	–	–	– 64	–	–	–	
<i>Carex ornithopoda</i> s.l.	c	13	–	–	–	–	18 27	–	–	–	
<i>Viola collina</i>	c	–	–	–	–	–	– 36	–	6	–	
<i>Hieracium laevigatum</i> s.l.	c	–	–	14	9	–	– 27	–	–	–	
<i>Cladonia furcata</i>	d	–	–	–	–	–	– 36	–	6	–	
<i>Calamagrostis epigeios</i>	c	–	–	–	–	–	– 27	–	6	–	
<i>Koeleria grandis</i>	c	–	–	–	–	–	– 27	–	–	–	
<i>Hieracium umbellatum</i>	c	–	–	14	9	–	– 55	20	13	8	
<i>Cotoneaster × antoninae</i>	b	13	–	–	–	–	– 27	2 100	–	–	
<i>Hieracium murorum</i> s.l.	c	–	–	–	–	–	– 9	60	–	–	
<i>Viola mauritii</i>	c	–	–	–	–	–	– 27	20	–	–	
<i>Anemone sylvestris</i>	c	13	–	–	–	–	– 9	20	–	–	
<i>Crepis sibirica</i>	c	–	–	–	–	9 9	1 55	1 80	8 69	17	
<i>Fragaria vesca</i>	c	–	–	14	–	18	– 36	2 100	2 44	–	
<i>Viola mirabilis</i>	c	–	–	–	–	–	– 1 36	–	2 56	–	
<i>Spiraea media</i>	b	–	–	–	–	–	–	4 80	13	–	
<i>Pinus sibirica</i>	b	–	–	–	9	–	–	40	–	–	
<i>Poa tanfiljewii + glauca</i>	c	–	–	–	–	–	–	2 60	–	–	

Вид	Ярус	Синтаксоны									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pulsatilla flavescens</i> + <i>patens</i>	c	–	–	–	–	–	–	–	1 60	–	–
<i>Vicia sylvatica</i>	c	–	–	–	18	36	–	9	1 40	2 50	1 17
<i>Delphinium elatum</i>	c	13	–	–	–	9	18	9	1 20	1 44	8
<i>Stellaria holostea</i>	c	–	–	–	–	–	9	–	1 80	2 44	1 17
<i>Paeonia anomala</i>	c	–	–	–	–	–	–	–	2 80	2 44	–
<i>Rubus idaeus</i> s.l.	b	–	–	–	–	–	–	–	60	1 31	8
<i>Aconitum septentrionale</i>	c	13	–	–	–	1 36	27	9	3 80	15 88	1 42
<i>Milium effusum</i>	c	–	–	–	9	27	9	9	80	5 81	33
<i>Calamagrostis purpurea</i> + <i>langsдорffii</i>	c	–	–	–	1 9	–	9	–	2 40	2 38	13 100
<i>Vicia sepium</i>	c	–	–	–	–	18	27	–	–	1 38	2 75
<i>Ribes spicatum</i> s.l.	b	–	–	–	–	9	–	9	–	19	33
<i>Stellaria bungeana</i>	c	–	–	–	–	–	–	–	1 20	6	1 42
<i>Rosa majalis</i>	b	–	–	–	–	–	–	9	20	–	1 50
<i>Galium physocarpum</i>	c	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1 50
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	1 50	20	1 14	7 82	5 100	2 64	1 91	4 60	4 94	9 100
<i>Linnaea borealis</i>	c	2 88	1 40	3 71	4 100	4 100	2 73	45	1 20	3 63	18 92
<i>Orthilia secunda</i>	c	50	–	43	–	73	45	55	1 40	2 75	4 92
<i>Melampyrum pratense</i>	c	–	30	2 86	2 73	1 36	1 27	1 36	–	2 25	–
<i>Dicranum polysetum</i>	d	13	1 30	2 71	27	4 9	2 45	2 73	20	19	8
<i>Goodyera repens</i>	c	50	10	–	9	18	9	9	20	13	–
<i>Diphasiastrum com- planatum</i>	c	–	30	1 14	1 27	9	–	–	–	6	8
<i>Trientalis europaea</i>	c	38	20	2 86	1 73	1 82	1 73	55	1 40	2 94	4 83
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c	2 25	9 90	18 100	38 100	32 82	2 45	1 55	1 60	1 44	17
<i>Avenella flexuosa</i>	c	–	8 90	5 100	3 64	1 36	1 27	27	–	4 56	1 67
<i>Larix sibirica</i>	a1	36 100	51 100	47 100	39 100	33 100	49 100	46 100	43 100	49 100	56 100
<i>Picea obovata</i>	a1	2 38	1 20	13 86	3 55	7 73	4 45	5 73	6 20	6 50	–
<i>Betula pubescens</i>	a1	5 50	1 10	7 57	9 73	9 55	4 45	2 55	–	2 38	–
<i>Pinus sylvestris</i>	a1	5 25	3 30	1 43	4 45	5 55	4 45	4 64	1 40	1 31	8
<i>Betula pendula</i>	a1	–	–	–	1 9	2 18	2 27	4 55	–	1 13	–
<i>Populus tremula</i>	a1	–	–	–	9	4 45	9	2 18	–	1 13	–
<i>Picea obovata</i>	a2	11 88	27 80	20 71	21 73	24 91	19 91	10 82	3 60	11 69	27 100
<i>Betula pubescens</i>	a2	6 75	13 70	4 57	4 64	3 45	2 45	3 73	20	8 69	6 50
<i>Larix sibirica</i>	a2	2 50	10	29	36	2 27	1 36	5 73	–	3 19	–
<i>Pinus sylvestris</i>	a2	–	2 10	14	–	18	9	45	20	1 13	33
<i>Abies sibirica</i>	a2	–	–	–	2 55	–	–	–	7 40	6	8
<i>Betula pendula</i>	a2	–	–	–	–	–	3 36	1 18	–	6	–
<i>Picea obovata</i>	b	2 63	12 100	9 86	16 100	4 100	2 73	4 82	4 100	8 81	9 100
<i>Rosa acicularis</i>	b	88	70	29	27	1 91	3 82	1 91	2 100	5 100	5 75
<i>Sorbus aucuparia</i> + <i>sibirica</i>	b	38	70	29	2 91	2 82	1 45	27	1 60	2 81	10 83
<i>Juniperus communis</i> s.l.	b	7 63	5 100	2 71	18	2 55	7 73	19 100	3 40	1 63	1 33
<i>Betula pubescens</i>	b	1 75	5 50	5 71	55	1 45	1 45	82	20	1 63	4 50
<i>Larix sibirica</i>	b	25	30	–	27	–	–	18	1 20	2 50	33
<i>Salix caprea</i>	b	–	10	–	18	18	9	55	–	19	8
<i>Pinus sylvestris</i>	b	13	4 30	–	1 18	9	1 9	36	20	–	1 17
<i>Abies sibirica</i>	b	–	–	14	3 64	–	–	–	1 60	13	–
<i>Populus tremula</i>	b	–	–	–	9	9	1 9	36	–	19	–
<i>Betula pendula</i>	b	–	–	–	9	–	27	9	40	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	43 100	33 90	22 100	8 82	16 100	40 100	48 100	4 100	7 94	35 100
<i>Chamaenerion angusti- folium</i>	c	50	1 60	1 14	36	1 91	91	82	1 20	6 94	6 100
<i>Solidago virgaurea</i> s.l.	c	38	30	1 57	55	64	1 45	1 100	3 100	2 81	6 100
<i>Atragene sibirica</i>	c	75	–	–	–	3 82	1 91	2 100	4 100	5 81	7 92
<i>Geranium sylvaticum</i> s.l.	c	13	20	–	–	1 45	1 36	2 91	8 100	10 94	7 92

Вид	Ярус	Синтаксоны									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Galium boreale</i>	с	38	–	–	–	55	1 55	1 91	3 80	4 75	5 92
<i>Saussurea alpina</i>	с	1 88	–	14	–	27	1 55	100	2 20	2 63	1 17
<i>Equisetum sylvaticum</i>	с	–	–	1 43	36	27	–	–	–	5 81	–
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	с	5 75	4 90	1 43	27	9	–	9	–	–	–
<i>Festuca ovina</i>	с	63	1 20	14	–	18	18	1 55	20	19	–
<i>Poa lapponica</i>	с	50	–	14	–	18	27	36	1 40	1 38	–
<i>Angelica sylvestris</i>	с	–	10	–	–	36	36	45	–	31	25
<i>Vicia cracca</i>	с	50	–	–	–	27	18	55	–	1 19	–
<i>Campanula rotundifolia</i> s.l.	с	75	–	–	–	18	27	27	1 60	6	–
<i>Hieracium vulgatum</i> s.l.	с	–	10	29	27	18	18	–	80	19	8
<i>Rubus arcticus</i>	с	38	10	–	–	18	27	9	–	19	17
<i>Lathyrus pratensis</i>	с	–	–	–	–	18	18	27	20	13	25
<i>Tephrosia integrifolia</i> s.l.	с	38	–	–	–	18	18	45	20	–	–
<i>Equisetum scirpoides</i>	с	63	–	–	–	9	27	9	–	–	–
<i>Carex globularis</i>	с	–	20	14	–	–	–	–	40	–	–
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	с	25	1 10	14	–	–	–	18	1 20	–	–
<i>Antennaria dioica</i>	с	13	10	–	–	–	–	36	–	6	–
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l.	с	–	–	–	–	–	–	–	–	1 38	8
<i>Viola rupestris</i> s.l.	с	13	–	–	–	–	9	36	–	–	–
<i>Cystopteris fragilis</i>	с	–	–	–	–	–	–	–	1 60	–	–
<i>Hylocomium splendens</i>	d	61 100	24 100	39 100	44 91	40 100	52 100	53 100	6 80	21 94	36 100
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	17 88	34 100	30 100	14 100	5 73	29 100	15 91	39 100	3 69	7 100
<i>Peltigera aphthosa</i> + <i>leucophlebia</i>	d	75	2 70	1 29	1 18	18	1 73	1 100	–	19	8
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	d	4 50	1 20	9 71	4 64	18	2 45	9	2 40	2 38	2 50
<i>Cladonia arbuscula</i> s.l.	d	3 63	1 40	1 43	27	–	36	1 64	20	6	–
<i>C. rangiferina</i> s.l.	d	2 38	2 70	–	27	–	–	27	–	–	–
<i>C. stellaris</i>	d	1 25	2 50	14	9	–	–	9	–	–	–
<i>Peltigera canina</i> s.l.	d	25	–	–	–	–	18	52	–	–	–
<i>Polytrichum juniperinum</i>	d	–	10	–	1 27	–	–	–	–	6	–
<i>Abietinella abietina</i>	d	–	–	–	–	–	–	–	2 60	6	–
Сомкнутость крон / проективное покрытие (%) и высота ярусов (м):											
1-го яруса древостоя	a1	0,5 16	0,6 20	0,7 20	0,6 21	0,6 20	0,6 17	0,6 20	0,5 22	0,6 26	0,6 23
2-го яруса древостоя подроста и подлеска	a2	0,2 8	0,4 12	0,2 14	0,3 16	0,3 11	0,3 8	0,2 10	0,2 ?	0,3 14	0,3 16
травяно- кустарничкового	b	15	25	20	25	10	20	25	15	25	35
мохово- лишайникового	c	80	65	60	70	85	65	75	75	95	95
	d	90	75	90	65	70	90	85	55	40	50
Подстилка / торф, см		21	6	8	5	12	13	8	7	5	?
Число описаний		8	10	7	11	11	11	11	5	16	12

Примечание. Синтаксоны: 1 – Ledo-Laricetum (L.); 2–4 – Hylocomio-Vaccinio-L.: 2 – subass. emporetosum, 3 – subass. typ., 4 – subass. myrtilletosum; 5–7 – Rubo saxatili-Vaccinio-L.: 5 – subass. gymnocarpetosum, 6 – subass. typ., 7 – subass. juniperetosum; 8–10 – Aconito-L.: 8 – subass. spiracetosum medii, 9 – subass. typ., 10 – subass. calamagrostietosum langsdorffii.

Ярусы: a1 и a2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – травяно-кустарничковый, d – мохово-лишайниковый. Для видов приводятся: в левой части колонок – среднее проективное покрытие, в правой – постоянство, при характеристике древостоя – соответственно средние сомкнутость крон и высота. Виды в пределах детерминантных групп по ярусам расположены в порядке убывания встречаемости во всем массиве описаний, входящих в таблицу. Исключены виды со встречаемостью не более 20% (для сопутствующих видов – не более 40%) хотя бы в одном из синтаксонов, всходы деревьев и кустарников, эпифитные лишайники и мохообразные. Диагностические группы видов в массиве таблицы обведены полужирной рамкой.

Дифференциальными видами выступают арктоальпийские и гипоарктические тундровые кустарнички-оксилофиты (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Arctous alpina*). Они отличают синтаксон от большинства типов таежных лиственничников европейской России, сближая его лишь с северотаежными лиственничниками воронично-брусничными (см. ниже), а также с сообществами предтундровых и подгольцовых лиственничных редколесий Предуралья, Урала и севера Западной Сибири [1, 22–25]. С крайнесеверотаежными сфагновыми лиственничниками (особенно с подгольцовым *Hypnolaricetum montanum intermedium* с восточного макросклона Полярного Урала [26]) синтаксон сближают и его детерминантные виды – торфяные мхи (*Sphagnum capillifolium*, *S. warnstorffii*) и гипоарктический *Pedicularis lapponica*, а также плохой (для данных зональных условий) рост лиственницы и сходные пропорции широтных спектров ценофлор [20]. На супесчаных вторых террасах верховий рек в северной тайге Западной Сибири также развиты «листвяги голубично-багульниковые» низкого бонитета [23]. Существование в равнинной части европейского Северо-Востока лиственничников с гипоарктическим набором доминантов и детерминантов акцентирует значимость урало-сибирских флороценологических связей, имевших место в древнем голоцене [27–29]. Однако в пинежской ассоциации отсутствует как сомкнутый ярус ерника, так и сама *Betula nana* (как, впрочем, и в западносибирских лесах, описанных Г.В. Крыловым [23]). В то же время в ней появляются бореальные (*Rubus saxatilis*) и бореонеморальные (*Carex digitata*) мезофиты, сближающие синтаксон с травяно-зеленомошными (*Rubus saxatilis-Vaccinio-L.*) и травяными (*Aconito-L.*) лиственничниками Пинежья, а также карбонатных ландшафтов Тимана и верхней Печоры, где «холодные» экотопы регулярно сочетаются с «теплыми».

Гипоарктические кальцефиты (*Salix arbuscula*, *Ditrichum flexicaule*, также нейтральные по отношению к богатству почвы кальцием *Hedysarum alpinum*, *H. arcticum*) сближают синтаксон с *Rubus saxatilis-Vaccinio-L.*, другая группа видов сходной экологии (*Salix recurvigemma*, *S. bebbiana*, *Astragalus frigidus*, *Pohlia lescuriana*) – с большинством субассоциаций упомянутой ассоциации. В отличие от гипоарктических кустарничков перечисленные виды, однако, нехарактерны для равнинных силикатных ландшафтов севера Западной Сибири.

Hylacomio-Vaccinio-Laricetum – лиственничник зеленомошный (№ 2–4; см. таблицу). Широко распространенная ассоциация, по мнению большинства авторов [3, 5, 7, 30, 31], имеющая пирогенное происхождение. В ее составе отсутствуют реликтовые тундростепные компоненты, унаследованные от растительности плейстоцена [32]; нетипично обогащение высокотравьем. Практически всегда, если тому не препятствуют частые низовые пожары, лиственница сменяется елью. Сообщества описаны нами в северной тайге на водоразделе рр. Ижмы и Печоры (в долине руч. Малый Тэбук и на склонах увалов вдоль трассы Ухта–Вуктыл), а также в среднетаежном Предуралье по берегам верхней Печоры. Используются также описания, сделанные на Беломорско-Кулойском плато [6], Центральном и Южном Тимане [5, 7], Средней Печоре [3] и в предгорьях Северного Урала [2]. Леса произрастают по высоким берегам рек, на древних террасах, по вершинам и верхней части склонов

водораздельных гряд и т.д. Почвы различного гранулометрического состава – от песчаных до суглинистых и щебнистых, как правило, формируются на силикатных горных породах, но иногда содержат известняковый щебень либо подстилаются известняком. Подстилка трехслойная связная (грубогумусная [33]) мощностью 6–8 см. Сомкнутость 1-го яруса древостоя 0,6–0,7, высота 20 м, 2-й ярус сомкнутостью 0,2–0,4 сформирован елью. Покрытие елового подроста составляет 10–15%; подрост лиственницы случаен либо отсутствует. Общее покрытие подроста и подлеска 20–25%. В травяно-кустарничковом ярусе (60–70%) доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* (по 10–40% каждого вида). Моховой ярус (70–90%) сомкнутый либо с разрывами под кронами лиственниц; преобладают *Hylocomium splendens* (25–45%) и *Pleurozium schreberi* (15–35%), в примеси *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, из лишайников *Peltigera aphthosa* s.l.

Детерминантными видами ассоциации выступают растения темнохвойной тайги, входящие в «свиту» ели [21]. Это мезофиты и гигрооксилomezофиты, ацидофилы, по степени светолюбия – от сравнительно светолюбивых и разрастающихся на прогалинах и вырубках (*Polytrichum commune*, *Luzula pilosa*) до тенелюбивых (*Dicranum scoparium*, *Lycopodium annotinum*). К этой же группе видов тяготеет мох *Ptilium crista-castrensis*, не вошедший, однако, в состав диагностической группы для данного массива описаний.

Ассоциация делится на 3 субассоциации, хорошо известные из отечественной лесотипологической литературы, восходящей к В.Н. Сукачеву [34 и др.].

Subass. empetretosum – лиственничник воронично-брусничный (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: «Vaccinio-L.»; № 2; см. таблицу). Первый ярус древостоя с единичной примесью сосны и ели. Сомкнутость 2-го яруса 0,4, средняя высота 12 м, к ели примесь березы (*Betula pubescens*) до 3 единиц по составу яруса. Иногда обилен подрост сосны и березы (до 5% каждого вида). Подлесок редкий из *Juniperus communis* s.l. (5%). В травяно-кустарничковом ярусе брусника (35%) преобладает над черникой (10%). Характерна примесь *Empetrum hermaphroditum* (5%) и других гипоарктических кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*). Последние 2 вида служат дифференциальными для данного синтаксона, сближая его с *Ledo-Laricetum*, а также с сообществами предтундровых и подгольцовых редколесий, и отличая от лиственничников брусничных и черничных. Из трав обильна *Avenella flexuosa* (10%); виды темнохвойно-таежного мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium* и др.) постоянны, но покрытие их очень не велико. Моховой покров почти сомкнут (80%); *Hylocomium splendens* (25%) несколько уступает по обилию *Pleurozium schreberi* (35%); заметна примесь *Polytrichum commune* (до 5%).

Исключительно северотаежная субассоциация, доходящая до полосы крайнесеверной тайги; в среднюю тайгу не заходит. Описана как на четвертичных песках, так и на известняках в бассейне р. Сояны на севере Беломорско-Кулойского плато (А.М. Леонтьев [6]: *Laricetum hylocomiosum*, *L. deschampsioso-polytrichosum*), в центральной части Тиманского кряжа (Н.В. Дылис [7]: *L. vaccinosum*) и в Восточном Притиманье на водоразделе

Ижмы и Печоры (данные 2007 г.). В северной тайге Республики Коми отмечена также в бассейнах рр. Лыжи, Кожвы, Выми и Цильмы, на известняках в среднем течении р. Белой Кедвы, по р. Айюве и на водоразделе Айюва-Собысь (Ю.П. Юдин [30]: *L. vaccinosum*). Сходные сообщества в северной тайге Западной Сибири встречаются по плоским вершинам грив на междуречье Трома и Агана (Г.В. Крылов [23]: «листвяг водяниково-черничный») и на водораздельных моренных супесях и суглинках в верховьях р. Таз [35]. В кустарничково-зеленомошных листоенничниках севера Западной Сибири к *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum* нередко добавляется *Arctous alpina* (к западу от Урала в данном типе не отмеченный, хотя и вероятный), а в моховом ковре – примесь *Nephroma arcticum* [22]. Видимо, этот же тип сообществ (со значительной долей *Pinus sylvestris* в древостое) отмечен в северной тайге предгорий Северного Зауралья (север Свердловской области; Б.П. Колесников и др. [36]: «листоенничник зеленомошно-ягодниковый») и на водораздельных суглинках, подстилаемых песками, в истоках р. Пур [24].

Subass. typicum – листоенничник брусничный (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: «*Vaccinio-L.*», «*Myrtillo-L.*»; № 3; см. таблицу). Первый ярус древостоя с примесью ели (до 1–2 единиц по составу) и пушистой березы; сомкнутость 2-го яруса ели 0,3 при высоте 14 м. Подлесок, как в предыдущей субассоциации. В ярусе кустарничков брусника и черника представлены в равном обилии (по 20%); покрытие *Empetrum hermaphroditum* падает до 1%, прочие гипоарктические кустарнички нехарактерны. Покрытие *Avenella flexuosa* также снижается до 5%, обилие видов таежного мелкотравья по-прежнему невелико. Моховой покров сомкнут (90%); покрытие *Hylocomium splendens* (40%) несколько больше, чем у *Pleurozium schreberi* (30%); в числе примесей, наряду с *Polytrichum commune* (5%), замечен *Ptilium crista-castrensis* (10%). Дифференциация синтаксона как от subass. *empetretosum*, так и от subass. *myrtilletosum* негативная.

Субассоциация с преимущественно северотаежным ареалом. Отмечена на Беломорско-Кулойском плато в центральной (истоки р. Келды, А.М. Леонтьев [6]: *L. vaccinoso-myrtillosum*) и восточной (Д.Н. Сабуров [37]: *L. vaccinosum*) его частях, на почвообразующих породах различного состава – от четвертичных силикатов до известняков и гипсов. Сообщества описаны также на Печоро-Ижемском водоразделе (в районе между Нижним Одесом и Нефтепечорском они, вероятно, проникают и в среднюю тайгу; данные 2007 г.), на Средней Печоре (Ю.П. Юдин [30]: *L. vaccinosum*) и в северной части западных предгорий Северного Урала (древняя терраса р. Большая Сыня [2]). В северной тайге Западной Сибири отмечены по берегам Оби (Г.В. Крылов [23]: «листвяг бруснично-мшистый») II–III классов бонитета).

Subass. myrtilletosum – листоенничник черничный (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: «*Myrtillo-L.*»; № 4; см. таблицу). Встречается несколько реже двух предыдущих синтаксонов, отмечен только на силикатных породах. Средняя высота древостоя возрастает до 21 м, к листоеннице примешиваются сосна, береза и ель (в сумме до 2–3 единиц по составу). Сомкнутость 2-го яруса ели 0,3 при высоте 16 м. В подросте к *Picea obovata* часта примесь

Abies sibirica (3%). В подлеске преобладает *Sorbus aucuparia* s.l., можжевельник редок и малообилен. В травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus* (40%) превосходит по обилию *V. vitis-idaea* (10%); *Empetrum hermaphroditum* очень редка. Покрытие *Avenella flexuosa* снижается до 3%, одновременно растёт покрытие видов таежного мелкотравья – прежде всего *Maianthemum bifolium* (7%) и *Linnaea borealis* (5%). Моховой покров (65%) с прогалинами под кронами лиственниц; покрытие *Hylocomium splendens* возрастает до 45%, *Pleurozium schreberi* – падает до 15%, *Ptilium crista-castrensis* – до 5%, *Polytrichum commune* – до 1%.

Группу дифференциальных видов, объединяющих синтаксон с костянично-брусничными и аконитовыми лиственничниками, формируют тенелюбивые мезофильные виды таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melampyrum sylvaticum*). Дифференциация черничных лиственничников от брусничных выражена очень слабо: постоянство каждого из видов данной группы в черничниках не превышает II класса (см. таблицу). Мы не объединяем эти субассоциации только исходя из их традиционного разграничения в литературе [5–7, 30, 37]. В лиственничниках черничных почвы влажнее по сравнению с брусничными, но активного заболачивания не идет [30].

Сообщества свойственны как северной, так и средней тайге. Они описаны (в основном под именем *Laricetum myrtillosum*) в бассейне Пинеги [37], на Центральном и Южном Тимане, включая водораздел Койна и Весляны, бассейн Айювы, левобережье Нижней Ижмы и междуречье Ижмы и Собыся [5, 7, 38], а также к востоку от Тимана – в различных пунктах на Печоро-Ижемском водоразделе (данные 2007 г.) и по высоким берегам Средней (Ф.В. Самбук [3]: *L. hypno-myrtillosum incertum*) и Верхней (данные 1999 г.) Печоры. В пределах Республики Коми они приводятся также для бассейнов Кожвы, Цильмы, Пижмы [30]. На крутых склонах речных берегов Тимана представлена модификация данного типа с доминированием *Avenella flexuosa* (Ю.П. Юдин [30]: *L. deschampsioso-hylocomiosum*). Возможно, черничные лиственничники есть и в Западной Сибири (Г.В. Крылов [23]: «листьяг мшистый»); но данных об их флористическом составе у нас недостаточно.

Rubo saxatili-Vaccinio-Laricetum – лиственничник костянично-брусничный (№ 5–7; см. таблицу). Ассоциация травяно-зеленомошных лиственничников, характерная для карбонатных и сульфатных ландшафтов и особенно обычная в районах развития карста. Сообщества развиты на обнажениях известняков и гипсов, по склонам карстовых логов и крупных воронок, намного реже – на силикатных породах по берегам рек и на водоразделах; в последнем случае очевидно влияние пожаров. Почвы от супесчаных и суглинистых до мелкощебнистых из известняковой или гипсовой крошки, намного реже песчаные. Подстилка трехслойная связная мощностью 8–14 см (влажная грубогумусная [33]). Сомкнутость древостоя обычно 0,6 при высоте 20 м. Древостой обычно поликомпонентный, что характерно для лесов карстовых ландшафтов [37]. К *Larix sibirica* примешиваются *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *B. pendula* (в сумме до 2 единиц по составу), нередко также *Picea obovata*. 2-й ярус сформирован в основном елью; рост ее несколько подавлен: сомкнутость яруса 0,2–0,3 при высоте 8–11 м. Подроста ели немного

(2–5%). Степень развития подлеска различается в разных субассоциациях. Травяно-кустарничковый покров густой (65–85%), при этом невысокий (не более 15–20 см) и не стратифицированный по высоте. В нем согосподствуют брусника либо черника (30–50%) и *Rubus saxatilis* (5–10%) в сопровождении тех или иных видов мелкотравья. Моховой ярус сомкнут (70–90%); одним из доминантов всегда является *Hylocomium splendens* (40–55%).

Собственные детерминанты у ассоциации отсутствуют. Дифференциальными видами, объединяющими ее с лиственничниками травяными (Aconito-L.) и отличающими от кустарничково-зеленомошных (Hylocomio-Vaccinio-L.), выступают бореальные (*Melica nutans*, *Hieracium bifidum* s.l., *Rhytidadelphus triquetrus*) и бореально-неморальные (*Lathyrus vernus*, *Daphne mezereum*) лесные мезофиты, умеренно требовательные к плодородию почв. К этой же группе тяготеет лугово-лесной гигромезофит *Cirsium heterophyllum*. Тенелюбивые темнохвойно-таежные мезофиты (*Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melampyrum sylvaticum*, *Pyrola rotundifolia*) объединяют синтаксон также с лиственничниками черничными Hylocomio-Vaccinio-L. subass. myrtilletosum. Одновременно с Aconito-, и Ledo-L., т.е. с типами, характерными для пинежского карстового ландшафта, ассоциацию сближают две группы видов, несвойственные пирогенному синтаксону Hylocomio-Vaccinio-L. Это, с одной стороны, бореальные (*Rubus saxatilis*) и бореонеморальные (*Carex digitata*) мезофиты, в средней тайге разрастающиеся на опушках, вырубках, в предгорьях Урала также на известняковых скалах, с другой – гипоарктические кальцефиты (*Salix arbuscula*, *Ditrichum flexicaule*, *Hedysarum alpinum*, *H. arcticum*).

В спектре широтных элементов ценофлоры сосудистых растений наряду с бореальным элементом согосподствуют гипоарктический и бореально-неморальный, что свидетельствует о многоэтапности формирования ценофлоры данной ассоциации [20].

Выделено 3 субассоциации, ранее описанные в ином ранге [19, 20].

Subass. gymnocarpietosum – лиственничник папоротничково-черничный (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [19, 20]: Gymnocarpio-L.; № 5; см. таблицу). Встречается обычно в средней части склонов карстовых логов и крупных воронок, «избегая» южных экспозиций. Намного реже отмечен на пологих склонах водоразделов и по берегам рек на силикатных супесях. В древостое к лиственнице, кроме сосны и берез, примешивается осина *Populus tremula*. 2-й ярус ели иногда достигает сомкнутости 0,4–0,7. Подрост ели умеренно обилен (до 5%); лиственница обычно не возобновляется. В подлеске в малом обилии растут *Rosa acicularis*, *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia* s.l., на Пинеге также *Salix arbuscula*. Общее покрытие подроста и подлеска невелико – 10, редко 15%. В травяно-кустарничковом ярусе (80–90%) господствует *Vaccinium myrtillus* (30%); покрытие *V. vitis-idaea* снижено до 15%, одновременно становится обильным *Gymnocarpium dryopteris* (10%). Постоянны *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Linnaea borealis*, *Atragene sibirica*, *Oxalis acetosella* (по 3–5%). В моховом покрове господствуют *Hylocomium splendens* (40%) и *Rhytidadelphus triquetrus* (20%); покрытие

Pleurozium schreberi не более 5%. Флористическая дифференциация соответствует таковой ассоциации в целом.

Преимущественно северотаежный, но заходящий и в среднюю тайгу синтаксон. Он обычен в карстовых ландшафтах Средней Пинеги; ранее описан отсюда в ранге ассоциации под названием *Laricetum trientaloso-myrtillosum* [37]. Отдельные участки субассоциации отмечены также в карбонатно-карстовых ландшафтах Центрального Тимана по р. Белой Кедве [39] и на междуречье Тобыша и Ропчи (Н.В. Дылис [7]: *L. herboso-myrtillosum*). Флористически сходные, но не карстогенные, а пирогенные по своему происхождению лиственничники известны из долины р. Нем в верховьях Вычегды (Б.П. Колесников [40]: *L. herboso-hylocomiosum*), а также на правобережье Средней Печоры (Ф.В. Самбук [3]: *L. hypno-vaccinosum incertum*), по рекам Цильме, Пижме, Лыже, Кожве [30]. В Архангельской области они же под названием «*L. oxalidosum*» описаны А.С. Яблоковым (1934; цит. по: [38]) в Шелеховском лесничестве в 120 км южнее Архангельска.

На западном макросклоне Приполярного Урала в пределах массивов Тельпос-Из, Хатемалья-Из и Лорцим-Из леса данного синтаксона описаны как «*L. filicoso-herbosum*» [30, 31]. Сомкнутость древостоя 0,6 (это не редколесья!), высота 16 м; к лиственнице примешивается *Abies sibirica*. В травяно-кустарничковом покрове согосподствуют *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*, *Avenella flexuosa*. В моховом ярусе к таежным зеленым мхам и *Polytrichum commune* примешиваются *Plagiomnium* spp.

На восточном макросклоне юга Северного Урала леса этого же типа описаны на элювии основных пород по берегам Вижая и верхней Лозьвы на высоте 300–500 м над ур. м. К лиственнице примешиваются сосна, ель, кедр. В травяном ярусе *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melica nutans*; выражен ярус *Hylocomium splendens* (К.К. Полуяхтов [41]: *L. hylocomiosum*). За Уралом, в Северотаежном Приобье сходные сообщества (слабо заболоченные с примесью *Calamagrostis langsdorffii* и *Carex globularis* в покрове из брусники, черники и мелкотравья) известны как «лиственничник мшисто-ягодниковый» [36].

Subass. typicum (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [19]: «*Vaccinio-L.*»; И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: *Rubus saxatilis-L. var. typ.*; № 6; см. таблицу) свойственна склонам карстовых логов и речных долин, а также их террасам. Экспозиция и крутизна склонов различны, так же как и гранулометрический состав почв. Сомкнутость древостоя достигает 0,7 при высоте до 25 м. Поликомпонентность древостоя выражена слабо: 1-й ярус сложен почти исключительно лиственницей, 2-й – только елью; сомкнутость 2-го яруса 0,3. Подроста ели мало (2%), лиственница не возобновляется. В подлеске умеренно обильны *Juniperus communis* s.l. (7%), *Salix arbuscula*, *Rosa acicularis* (по 3–4%), *Lonicera pallasii* s.l. Общее покрытие подроста и подлеска возрастает до 20%. Травяно-кустарничковый ярус средней густоты (65%), выражено согосподство *Vaccinium vitis-idaea* (40%) и *Rubus saxatilis* (10%); *Vaccinium myrtillus* не более 1–2%. Представители лесного мелкотравья (*Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea* и др.) и *Atragene sibirica* посто-

яны, но все малообильны; незначительно большее обилие лишь у *Pyrola rotundifolia* (2%). *Oxalis acetosella* и *Gymnocarpium dryopteris* «выпадают». Сообщества характеризуются выраженным развитием мохового ковра (90%), в том числе за счет усиления роли *Pleurozium schreberi* (30%) при сохраняющемся господстве *Hylocomium splendens* (50%). Толщина слоя лесной подстилки по бровкам террас и на пологих склонах может достигать 25–30 см. Значительная мощность подстилки и затенение со стороны елового яруса препятствуют поселению кальцефитов и светолюбивых эксплерентов, диагностических для следующей субассоциации, а также *Avenella flexuosa*. Нетипичны и требовательные к богатству почвы мезофиты из группы *Sterpis sibirica* (см. выше).

Дифференциальными видами выступают евросибирские бореальные гигро-мезофильные травы (*Trollius europaeus*, *Thalictrum kemense* (*T. minus* s.l.), *Valeriana wolgensis*) и мезофильные кустарники (*Lonicera pallasii* s.l., incl. *L. altaica*). К этой же детерминантной группе видов присоединяется *Equisetum pratense* (плюризональный гигромезофит). Группа отличает субассоциацию от subass. gymnocarpietosum и объединяет ее с subass. juniperetosum на крутых склонах карстовых логов (см. ниже), а также с Aconito-L. Она же служит диагностической для уральских подгольцовых травяных редколесий Bistorto-Geranio-L. subass. calamagrostietosum и avenelletosum [1]. От subass. gymnocarpietosum синтаксон отличают также гипоарктические кальцефиты группы *Salix recurvigemmis*–*S. bebbiana*, общие с пинежскими сообществами Ledo-L. На Пинеге к группе кальцефитов тяготеет и *Tephrosia igoschinae* (*T. integrifolia* s.l. [20]), но в данном массиве описаний этот вид не вошел в ее состав.

Сообщества обычны на супесях и суглинках в верхней трети склонов карстовых логов Средней Пинеге и по краю бортовой террасы в верховьях р. Кулой. Они же отмечены на Тиманском кряже на крутом склоне в долине р. Ухты (Н.В. Дылис [7]: *L. hylocomiosum*) и в средней тайге запада Архангельской области на выходах известняков по склону 2-й террасы р. Ундуши [4]. Вероятно, они встречаются также на юге Архангельской области близ г. Вельска и в центральной ее части на гипсах по р. Емце и в среднем течении р. Северной Двины у д. Звоз. Вкупе со следующей субассоциацией ранее сообщества описаны с Пинеге как «*L. atragenoso-vacciniosum*» [37]. Указаний на синтаксон вне пределов европейского Северо-Востока мы не нашли.

Subass. juniperetosum (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [19]: *Rubo saxatili*-L.; И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: *Rubo saxatili*-L. var. *Epipactis atrorubens*; № 7; см. таблицу). Сообщества тяготеют к верхней части крутых (15–35%), чаще всего южных склонов карстовых логов. Почвы суглинистые или супесчаные, очень редко щебнистые; подстилка обычно тонкая, мощностью не более 3–5, хотя иногда и до 20 см. Состав древостоя поликомпонентный. В 1-м ярусе лиственнице (45%) сопутствуют сосна и оба вида березы (в сумме до 15%); в разреженном (сомкнутостью 0,1) 2-м ярусе примесь молодых лиственниц к ели может достигать 1/4. Подлесок сравнительно густой (25%) из *Juniperus communis* s.l. (20%) с примесью *Salix arbuscula*, *S. bebbiana*, *S. recurvigemmis*. Подроста ели мало (2%), на нарушенных участках появляется малочисленный, но благонадежный подрост лиственницы. В травяно-

кустарничковом ярусе (75%) *Vaccinium vitis-idaea* (50%) и *Rubus saxatilis* (10%) сопровождают *Geranium sylvaticum*, *Atragene sibirica*, *Carex digitata* (по 2% каждого вида), *Lathyrus vernus*, *Galium boreale*, *Solidago virgaurea* s.l., *Saussurea alpina*. Редки *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella* и *Gymnocarpium dryopteris*. Моховой покров в основном из *Hylocomium splendens* (50%), покрытие *Pleurozium schreberi* не более 15%; умеренно обильны *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Dicranum scoparium* (по 5%).

Детерминантную группу субассоциации формируют кальцефиты (*Epipactis atrorubens*, *Carex ornithopoda*, *Viola collina*, *Koeleria grandis*) и светолюбивые эксплеренты (*Calamagrostis epigeios*, *Hieracium laevigatum* s.l., *Cladonia furcata*). Перечисленные виды обычны благодаря регулярности карстогенных и гравитационных микронарушений, обеспечивающих доступ корней к гипсоносным слоям, вкпе с выраженной сквозистостью древесного полога и малочисленностью подроста ели. К этой же группе тяготеют и более редкие в лиственничниках эксплеренты *Arctostaphylos uva-ursi*, *Antennaria dioica*, *Viola rupestris* [20].

С лиственничниками аконитовыми реликтовой тимано-печорской субассоциации *spiraetosum* (см. ниже) синтаксон также объединяют кальцефиты и эксплеренты. К первым относятся *Cotoneaster* × *antoninae*, *Viola mauritii* («спутник» *Abies sibirica* на северо-западной границе своего ареала), лесостепная *Anemone sylvestris*, ко вторым – *Hieracium umbellatum*, *H. murorum* s.l. Одновременно присутствуют и умеренно тенелюбивые лесные мезофиты, требовательные к богатству почв (*Crepis sibirica*, *Viola mirabilis*), объединяющие синтаксон также с типичными лиственничниками аконитовыми (к этой же группе присоединяется *Fragaria vesca*).

Перечисленные дифференциальные группы сближают синтаксон также с флористически сходной ассоциацией костянично-брусничных сосняков (*Rubus saxatilis*-*Pinetum*), описанной с Пинеги и Тимана [19, 20]. От последней его отличают группы гипоарктических кальцефитов *Salix arbuscula*-*Hedysarum alpinum* и *Salix recurvigemmis*, сближающие его с другими синтаксонами лиственничных лесов на пинежском карсте.

Общими как с лиственничниками аконитовыми, так и с типичной субассоциацией *Rubus saxatilis*-*Vaccinio*-*L.* выступают гигромезофиты группы *Thalictrum minus* – *Equisetum pratense*.

Сообщества известны только из северной тайги среднего течения р. Пинеги, а также с р. Сотки (истоки р. Кулой [19, 20, 37]). В системе И. Бранун-Бланке субассоциация описана в ранге ассоциации *Hedysaro*-*Laricetum Saburov* 1972, также на основе данных, собранных в карстовых ландшафтах Пинежья [42].

Aconito-Laricetum – лиственничник аконитовый (№ 8–10; см. таблицу). Леса этого синтаксона встречаются в широком диапазоне местообитаний – на обнажениях известняков, по склонам речных берегов, в карстовых логах, а также в речных поймах либо вблизи от них на силикатных отложениях. Сомкнутость древостоя 0,5–0,6 при высоте 22–26 м, примесь ели обычно до 1 единицы по составу. 2-й ярус ели сомкнутостью 0,2–0,3. Подрост ели в умеренном количестве (5–10%); развит подлесок (10–20%). Травяной ярус сомкнут

(от 75% на известняках до 95–100% в логах и поймах), богат видами, неоднороден по высоте. 1-й подъярус, 100–130 см высотой, состоит из гигромезофильного высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Thalictrum minus* s.l.), 2-й и 3-й – из лесных мезофитов. Во 2-м подъярусе это *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*, *Lathyrus vernus*, *Atragene sibirica* и др., в 3-м *Oxalis acetosella* и другие темнохвойно-таежные виды мелкотравья. Кустарнички обычно играют подчиненную роль. Моховой покров средней сомкнутости (40–55%). Детерминантами ассоциации выступают как гигромезофиты – представители евросибирского высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Milium effusum*) и ценогенетически связанные с ними растения черневой тайги (*Stellaria bungeana*), так и пойменно-лесные (*Ribes spicatum* s.l.) и лугово-лесные (*Vicia sepium*) мезофиты. С лиственничниками костянично-брусничными аконитовые сближают группы *Rubus saxatilis* – *Carex digitata*, *Oxalis acetosella* – *Gymnocarpium dryopteris*, *Lathyrus vernus* – *Daphne mezereum*, *Melica nutans* – *Rhytidadelphus triquetrus* и *Lonicera pallasii* – *Thalictrum minus*.

Ассоциацию, как и предыдущие две, также можно разбить на 3 субассоциации, ранее [20] каждая из них была выделена в более высоком ранге.

Subass. spiractosum medii (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: «*L. herbosum rupestre*», «*Oxalido-L.*»; № 8; см. таблицу) описана на Центральном Тимане на известняковых обнажениях каньона р. Седь-Ю в ее нижнем течении (Н.В. Дылис [7]: *L. herbosum rupestre*), а также по склонам г. Челма близ устья р. Большая Шайтановка – правого притока верхней Печоры (данные 2000 г. [20]). Склоны, на которых развиты сообщества, могут различаться по крутизне (от 2 до 40°) и экспозиции (как северной, так и южной). Почвы песчаные либо каменисто-щебнистые; мощность подстилки обычно 2–8 см, но может в пределах одного описания варьировать от 10 до 60 см. Древоустой разрежен (сомкнутость 0,5) при высоте 22 м; в 1-м ярусе, помимо примеси ели, есть единичная примесь сосны к лиственнице. Сомкнутость 2-го яруса 0,2, он сформирован куртинами ели и/или пихты. Подроста ели мало (около 5%); в подлеске *Spiraea media* (5%), *Rosa acicularis* (3%), *Sorbus aucuparia*, *Cotoneaster* × *antoninae*, нередко также *Juniperus communis*. Общее покрытие подроста и подлеска 15%. Травяной покров (75%) полидоминантный. Разреженный (10–15%) верхний подъярус состоит из *Thalictrum minus*, *Aconitum septentrionale*, *Paeonia anomala* и *Calamagrostis langsdorffii*, 2-й – из *Geranium sylvaticum* s.l. (incl. *G. krylovii*; 10%), *Melica nutans*, *Atragene sibirica*, *Rubus saxatilis*, *Lathyrus vernus* (по 5%), 3-й – из *Oxalis acetosella* (15–20%) и *Maianthemum bifolium* (5%). Покрытие *Vaccinium vitis-idaea* не более 3–5%. Моховой покров (55%) из *Pleurozium schreberi* (40%) с примесью *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* и *Abietinella abietina*, иногда также *Rhytidium rugosum*.

Блок детерминантных видов субассоциации состоит из арктоальпийских (*Poa glauca*), гипоарктических (*P. tanfiljewii*) и лесостепных (*Pulsatilla patens*, *P. flavescens*) ксеромезофитов, а также бореально-лесостепных мезофитов (*Spiraea media*); в силу географического местоположения описаний к нему присоединяется *Pinus sibirica*. Скорее всего, этот список видов при увеличе-

нии числа описаний может быть расширен. Так, Н.В. Дылис [7] для описанного им на Тимане «*L. herbosum rupestre*» приводит в числе лесостепных видов *Corydalis capnoides*, *Arabis sagittata*, *Dendranthema zawadskii* и др., арктоальпийских – *Rhytidium rugosum* и *Potentilla kuznetzowii*, гипоарктических – *Woodsia glabella*. Последние 4 из перечисленных видов были отмечены и на обнаженных скалах вблизи печорских описаний. Ю.П. Юдин [32] считает соответствующие виды на европейском Северо-Востоке реликтами тундростепной растительности позднего плейстоцена, пережившими максимум валдайского оледенения на обнажениях известняков в долинах крупных рек. Известно, что ни Тиман, ни печорские предгорья Северного Урала не подвергались покровным оледенениям после одицовского межледниковья [43, 44 и др.]. Ценофлоры светлохвойных лесов на обнажениях известняков и гипсов выражено поликомпонентны. В их спектрах широтных элементов согосподствуют гипоарктический, арктоальпийский, бореальный, бореально-неморальный, отчасти также лесостепной элементы, что подтверждает многоэтапность формирования соответствующих ценофлор и указывает на реликтовый характер как минимум некоторых флороэлементов [20, 32]. Представления о криоаридном характере климата в умеренных широтах всего Северного полушария в период максимума валдайского оледенения [45] не исключают реликтовой природы соответствующих видов. В отличие от большинства лесных растений, они вполне могли пережить криоаридный максимум в приледниковых тимано-печорских ландшафтах.

С *Aconito-L. subass. typicum* синтаксон объединяют евросибирские бореальные высокотравные гигромезофиты (*Delphinium elatum*, *Paeonia anomala*) и бореально-неморальные лесные (*Stellaria holostea*) и опушечно-лесные (*Rubus idaeus* s.l., *Vicia sylvatica*) мезофиты. В основном это виды с повышенными требованиями к обеспеченности доступными формами азотного питания и избегающие кислых почв.

Леса данного синтаксона можно считать замещающими пинежские *Rubo saxatili-Vaccinio-L. subass. juniperetosum* в карбонатных ландшафтах Южного и Центрального Тимана и верхней Печоры. Помимо р. Седь-Ю [7, 30, 31, 39] они отмечены и в других пунктах на Центральном Тимане [39]. На крутых северных склонах гор восточного макросклона Среднего и Южного Урала встречаются контуры зеленомошных лиственничников с лесостепными видами (*Pulsatilla patens* s.l., *Seseli libanotis* s.l., *Aster alpinus* [46]). Не ясно, возможно ли также отнести их к данному синтаксону; скорее их стоит выделять в особый предковый тип. Бок о бок с моховыми лиственничниками здесь произрастают выражено остепненные, в травяном покрове которых соседствуют компоненты голоценовой горной степи и плейстоценовой лесостепи (*Artemisia armeniaca*, *A. latifolia*, *Veronica spicata*, *Saussurea controversa*, *Scorzonera glabra*, *Helictotrichon desertorum* и др. [46]). Флористические (и флороценогенетические, в силу явно большей древности) отличия этих сообществ уже очевидны. Бруснично-зеленомошные лиственничники, обогащенные арктостепными и лесостепными видами, отмечены также на северных склонах гор Алтая [38, 47, 48].

Subass. typicum (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: «*Aconito-L.*»; № 9; см. таблицу) встречается на склонах речных берегов, а также возвышенных

элементов рельефа, в том числе книзу от участков обнажений известняков и гипсов, также по склонам крупных карстовых воронок, часто по соседству с аконитовыми ельниками. Почвы в основном суглинистые на карбонатах и сульфатах, в средней тайге редко супесчаные на силикатной морене или песчаные на надпойменном аллювии. Лесная подстилка рыхлая, тонкая (2–7 см), двухслойная, модергумусная [33]. Сомкнутость и высота 1-го и 2-го (елового) ярусов – 0,6 и 0,2–0,3, 26 и 14 м соответственно. В 1-м ярусе, наряду с примесью ели, единичная примесь сосны, осины и обоих видов березы. Еловый подрост (10%) растет куртинами. Иногда появляется подрост лиственницы, единично выходящей и во 2-й ярус. Подлесок из *Rosa acicularis* (10%), *Sorbus aucuparia* s.l., *Lonicera pallasii*, *Juniperus communis*, иногда отсутствует. Кизильника, спиреи, подроста пихты нет. Общее покрытие подроста и подлеска 25%, травяного покрова – близко к 100%. В подъярусе высокотравья господствуют *Aconitum septentrionale* (25%) и *Crepis sibirica* (10%) в сопровождении *Thalictrum minus* s.l., *Milium effusum*, *Cirsium heterophyllum* и *Chamaenerion angustifolium* (по 5–7%). Под их пологом растут *Geranium sylvaticum* (10%), *Atragea sibirica*, *Lathyrus vernus*, *Rubus saxatilis*, *Melica nutans* (по 5%), а в приземном травяном подъярусе – умеренно обильные (по 5–7%) *Oxalis acetosella* и *Gymnocarpium dryopteris*. *Calamagrostis langsdorffii* мало; *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* растут лишь у стволов и на валежнике. Моховой покров разрежен (40%), доминируют *Hylocomium splendens* (20%) и *Rhytidiadelphus triquetrus* (10%). Флористическая дифференциация – как у ассоциации в целом.

Аконитовые лиственничники описаны как с р. Пинеги (Д.Н. Сабуров [37]: *Laricetum geraniumsum*), так и из северной части Беломорско-Кулойского плато, на карбонатных почвах по склонам в долину р. Сояны и на водоразделе Сояны и Койды ([6], В.А. Поварницын [38]: *L. fruticoso-herbosum*). Еще более они обычны по склонам речных долин Южного и Центрального Тимана, где растут вдоль рр. Ухты, Выми и Чери Ижемской ([5, 7], Ю.П. Юдин [30]: *L. magno-herbosum*; В.А. Поварницын [38]: *L. hylocomioso-aconitosum*). Аналогичные леса известны и с водораздела Сысолы и Лузы (на мергелях [30]) и из долины р. Нем в верховьях р. Вычегды [40] как «*L. mixto-herbosum*», а из района Печорской «трубы» [3, 38] – как «*L. inundatum*». Судя по вычегодским и печорским местонахождениям, в средней тайге аконитовые лиственничники могут встречаться и на силикатных породах. При этом, однако, процесс смены лиственницы елью идет намного более интенсивно [30, 38, 40].

В южной части Северного и на севере Среднего Урала лиственничники данного типа приводятся К.К. Полуяхтовым ([41]: *L. montanum herbosum*) для южных склонов Конжаковского и Денежкина Камня. К лиственнице здесь примешиваются ель и кедр. В сомкнутом (80%) и высоком (80–90 см) травяном ярусе обильны *Calamagrostis obtusata*, *Dryopteris carthusiana*, *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Melica nutans*, *Geranium sylvaticum*, *Thalictrum minus* s.l. Моховой ярус представлен отдельными пятнами *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. На верхней границе леса (820 м над ур. м., правый берег р. Сухой Шарп) высота деревьев не более 10–12 м, в напочвенном покрове добавляются *Veratrum lobelianum*, *Sanguisorba*

officinalis, *Bistorta major*, отдельные кустики *Betula nana* (черты сходства с подгольцовым синтаксоном *Bistorto-Geranio-L. anthoxanthetosum* с Приполярного Урала; см. [1]).

От аконитовых лиственничников европейского Северо-Востока весьма отличны травяные лиственничные леса, развитые на Среднем и Южном Урале, в том числе и по верхней границе леса. Так, в напочвенном покрове травяных лиственничников в верхней части лесного пояса г. Ирмель на Южном Урале (сомкнутость древостоя 0,6 при высоте 16–18 м) преобладают мезофиты, характерные для горных лугов (*Dactylis glomerata*, *Poa sibirica*, *Hypericum maculatum*) и травяных, в том числе лесостепных сосновых боров (*Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Lathyrus gmelinii*, *Vupleurum aureum* s.l., *Adenophora lilifolia*). В составе синузии высокотравья появляются нетипичные для северных лесов монтанные *Hieracium prenanthoides* s.l., *Cicerbita uralensis*. В то же время *Aconitum septentrionale* и другие гигромезофиты, сопровождающие его в северных травяных лесах (*Cacalia hastata*, *Valeriana wolgensis*, *Veratrum lobelianum*), а также лесные мезофиты типа *Rubus saxatilis* играют явно подчиненную роль. Из видов, эколого-фитоценотически близких к акониту на европейском Северо-Востоке, обильны только *Milium effusum*, *Angelica sylvestris* и *Senecio nemorensis* [49].

В системе И. Браун-Бланке травяные лиственничники Южного Урала описаны в качестве субассоциации *laricetosum sukaczewii* борового синтаксона *Pleurospermo uralensis-Pinetum* Martynenko et al. 2003. Ассоциация отнесена к союзу *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962, объединяющему бореальные сосновые леса. Однако все ее диагностические виды (*Pleurospermum uralense*, *Geranium sylvaticum*, *Atragene sibirica*, *Angelica sylvestris*, *Milium effusum*, *Hieracium albocostatum* и др. [50, 51]) относятся к бетулярному флороценотическому комплексу в понимании Ю.Д. Клеопова [52, 53] и Р.В. Камелина [54, 55]. В своем появлении в Европе они связаны с плейстоценовой экспозиционной лесостепью урало-сибирского типа [52, 53, 56, 57].

К.Н. Игошина [46] приводит для горных плато Южного Урала книзу от подгольцового пояса (на высоте 1000–1100 м над ур. м.) лиственничники с богатым травяным ярусом мезофитов, включая и реликтовые виды плейстоценового лесостепного комплекса (*Lathyrus gmelinii*, *L. pisiformis*, *Seseli libanotis*, *Aconogonon alpinum*, *Lilium pilosiusculum*, *Saussurea controversa*, *Artemisia armeniaca*, *A. macrantha* и др. [46]). Многие из этих видов являются общими с аналогичными лесами Алтае-Саянской горной области [38, 48, 58, 59], гор Монголии и Восточного Китая [53]. Современные средне- и южноуральские и алтае-саянские травяные лиственничники во многом викарны [46], восходя к единому предковому плиоцен-плейстоценовому типу [52, 53, 55–57] или, скорее, группе типов, в пользу чего говорит высокий уровень разнообразия флористически самобытных типов сообществ горных лиственничных лесов Алтая [48, 58, 59]. Многие из этих типов содержат в своем составе чернево-таежные и даже древние неморальные элементы [52, 53, 55]. Возможно, *Aconito-Laricetum turicum* ценогенетически восходит к южноуральскому типу, в свою очередь, являясь предковым для травяно-зеленомошных и далее зеленомошных лиственничников северо-востока Европы.

Еще более отдаленным является родство северовосточноевропейских травяно-зеленомошных и травяных лиственничников из *Larix sibirica* с аналогичными типами из верхней части лесного пояса гор Средней Европы и Альп, чьи древостои сформированы *Larix decidua* [60]. Соответствующие формации «разошлись» еще в миоцен-плиоценовое время, хотя в плейстоцене *L. sibirica* и доходила до Татр и Карпат, гибридизируя с *L. decidua* [61, 62].

Subass. calamagrostietosum langsdorffii (И.Б. Кучеров, Е.Ю. Чуракова [20]: «*Calamagrostio langsdorffii*-L.»; № 10; см. таблицу) описана исключительно из речных пойм Центрального и Северного (северотаежного) Тимана от Ижмы, Собыся, Елвы и Айювы (Н.В. Дылис [7]: *L. vaccinoso-herbosum*, *L. fruticulososo-vaccinoso-herbosum*) до Цильмы (Ю.П. Юдин [30]: *L. inundo-herbosum*, *L. equisetoso-vaccinosum*, *L. equisetosum*). Почвы различные по гранулометрическому составу, от песков до суглинков. Первый ярус древостоя (0,6; высота 23 м) беспримесный, из одной лиственницы, 2-й (0,3; 16 м) – из ели с примесью *Betula pubescens*. В составе подроста также нередко ели (10%) сопутствует береза (5%). Подлесок из *Sorbus aucuparia* s.l. (10%), *Rosa acicularis* (5%), *Lonicera pallasii*. Общее покрытие подроста и подлеска достигает 35%. Разреженный подъярус высокотравья сформирован *Calamagrostis langsdorffii* (15%); постоянны, но малообильны *Aconitum septentrionale* и *Thalictrum minus* s.l. Ниже развит полидоминантный подъярус с господством *Equisetum pratense* и *Rubus saxatilis* (по 10%). *Atragene sibirica*, *Geranium sylvaticum* s.l., *Solidago virgaurea* s.l., *Galium boreale* выступают в нем в качестве сопутствующих видов (по 5–7%). У самой земли сомкнутый подъярус таежного мелкотравья и кустарничков сложен *Vaccinium vitis-idaea* (35%), *Linnaea borealis* (20%), *Oxalis acetosella* (15%), *Maianthemum bifolium* (10%), *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea* (по 5%). В прерывистом моховом покрове (50%) преобладают *Hylocomium splendens* (35%) и *Pleurozium schreberi* (7%). Детерминантами служат *Rosa majalis* и *Galium physocarpum* – лесные и луговое-лесные мезофиты, характерные для речных пойм. Отсутствуют бореонеморальные виды из группы *Lathyrus vernus* – *Daphne mezereum*.

Ценофлора данной субассоциации, по сравнению с таковыми аконитовых лиственничников на обнажениях известняков и гипсов, очевидно, должна быть моложе в силу геологической молодости отложений, на которых она произрастает [7]. Однако в спектрах широтных элементов это отражается лишь исчезновением арктоальпийских и лесостепных видов, не затрагивая пропорции основных элементов флоры, из чего можно сделать вывод, что в голоцене основные этапы формирования ценофлор пойменных и внепойменных лиственничников совпадали. Данное совпадение отчасти объяснимо также рекрутированием видов из состава пойменных ценозов при восстановлении сообществ на обнажениях после пожаров; но это справедливо лишь для анемохорных и эндозоохорных видов [20].

Экологически близким (но скорее ценогенетически синхронным, чем предковым) синтаксоном выступает «L. compositum» на аллювиальных супесях долины р. Белой на территории Восточного Саяна, с подлеском из *Swida alba* и травяным покровом из *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum pratense* и *Poa sibirica* [38].

Всего на территории северной и средней тайги северо-востока Европейской России (без полосы крайнесеверной тайги и подгольцового пояса) нами отмечено 10 синтаксонов лиственничных лесов – 4 ассоциации с 9 субассоциациями. Из них 4 распространены как на северо-востоке Европейской России, так и на Урале и в Западной Сибири. К ним относятся все 3 субассоциации преимущественно пирогенного синтаксона *Nylocomio-Vaccinio-Laricetum*, а также *Rubo saxatili-Vaccinio-L. subass. gymnocarpetosum*, формирующаяся как на обнажениях известняков и гипсов, так и после пожаров в силикатных таежных ландшафтах. Ассоциация *Ledo-L.* в бассейне Средней Пинеги представляет собой юго-западный карстогенный дериват ассоциации, широко распространенной (и, видимо, коренной) на севере Западной Сибири. Возможно, пинежские багульниковые лиственничники стоило бы выделить в особую субассоциацию. Синтаксоны *Rubo saxatili-Vaccinio-L. subass. typicum* и *subass. juniperetosum* представляются эндемичными соответственно для территории европейского Северо-Востока и для сульфатно-карстовых ландшафтов Пинежья, а *Aconito-L. subass. spiracetosum* выступает как реликтовый тип, сохранившийся с межледникового времени на известняках Тимана и Северного Предуралья. Напротив, *Aconito-L. subass. calamagrostietosum* представляет собой неэндемичный синтаксон, ограниченный в распространении голоценовыми террасами рек Тимана.

Для синтаксонов травяно-зеленомошных лиственничников европейского Северо-Востока предковым типом представляется *Aconito-L. subass. typicum*, встречающаяся в Европейской России и на Северном Урале как в карбонатных и сульфатных ландшафтах, так и на силикатных внепойменных экотопах. В свою очередь, *Aconito-L. typicum* выступает дериватом травяных лиственничников Среднего и Южного Урала, сохранившихся с плейстоцена. Независимое формирование мыслимо для реликтовой *Aconito-L. subass. spiracetosum*, а также для *Ledo-L.*, вероятно, проникшей в регион из Сибири через Урал в древнем голоцене либо пребореале (хотя сибирский «предок» также мог сам образоваться лишь в результате развития средне- и южноуральских форм). Зеленомошные лиственничники, вероятнее всего, обособились от травяно-зеленомошных уже в среднем или даже позднем голоцене по мере включения их в ряды пирогенной демутиации темнохвойно-таежных сообществ.

Авторы признательны администрации и сотрудникам Пинежского и Печоро-Ильчского заповедников и лично Л.В. Пучниной и А.В. Бобрецову за помощь при проведении полевых работ, кандидату филологических наук М.Д. Люблинской (Институт лингвистических исследований РАН, г. Санкт-Петербург) и кандидату географических наук А.В. Хвостовой (Поморский государственный университет) – за участие в маршрутах, Д.Е. Гимельбранту (СПбГУ) – за определение лишайников, кандидату биологических наук А.Г. Безгодову (НПО «ПермНИПИНефть») и кандидату биологических наук Е.Ю. Чураковой (Поморский государственный университет) – за определение сборов мохообразных, доктору геолого-минералогических наук В.Н. Малкову (ЗАО «Архангельскгеолразведка»), доктору биологических наук В.И. Василевичу (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) и кандидату географических наук Т.Ю. Затульской (Поморский государственный университет) – за ценные консультации в процессе написания статьи.

Литература

1. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Листоенничные леса севера Европейской России. I. Предтундровые и подгольцовые редколесья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 3 (11). С. 81–109.
2. Наумова С.Н. Ботанико-географические исследования 1926 года в предгорьях Северного Урала (р. Большая Сыня и Большой Оранец) // Труды Общества по изучению Урала, Сибири и Дальнего Востока. М., 1929. Т. 1. С. 103–157.
3. Самбук Ф.В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
4. Цинзерлинг Ю.Д. О северо-западной границе сибирской листоенницы (*Larix sibirica* Ledb.) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 1. 1933. С. 87–97.
5. Андреев В.Н. Лесная растительность южного Тимана // Труды Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
6. Леонтьев А.М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81–222.
7. Дылис Н.В. Типы листоенничных лесов южного Тимана // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1941. Вып. 4. С. 339–371.
8. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
9. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 991 с.
10. Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 1–85.
11. Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 87–127.
12. Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Vommilä S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // *Norrinia*. 1997. № 7. P. 1–123.
13. Арктическая флора СССР. Вып. 1–4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960–1964. Вып. 5–10. М.; Л.: Наука, 1966–1987.
14. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
15. Лопатин В.Д., Волков А.Д., Воронова Т.Г. Метод экоценологических координат при изучении лесов таежной зоны // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск: КНЦ АН СССР, 1985. С. 159–180.
16. Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
17. Meusel H., Jäger E., Weinert R. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. Bd 1. 258 S. – 1978. Bd 2. 419 S. – 1992. Bd 3. 333 S.
18. Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // *Arctoa*: Бриологический журнал. 1998. Т. 7. Прил. 1. 390 с.
19. Кучеров И.Б., Чуракова Е.Ю. Редкостойные сосновые и листоенничные леса на гипсовых обнажениях Средней Пинеги // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера. Архангельск: АГТУ, 2007. Ч. 1. С. 218–225.
20. Кучеров И.Б., Чуракова Е.Ю. Сравнительная характеристика сосновых и листоенничных лесов карстовых ландшафтов Средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, № 6. С. 24–36.
21. Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
22. Сочава В.Б. Листоенничные леса // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М 1 : 4 000 000. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 249–318.
23. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.

24. *Ильина И.С.* Лиственничные леса севера Западно-Сибирской равнины // Современные проблемы биогеографии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. С. 28–44.
25. *Непомилуева Н.И.* Лиственничные (*Larix sibirica*) редколесья Приполярного Урала // Изучение и охрана растительности Севера. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1984. С. 51–68.
26. *Сочава В.Б.* Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Труды Ботанического музея АН СССР. 1927. Т. 21. С. 1–78.
27. *Нейштадт М.И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 405 с.
28. *Хотинский Н.А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.
29. *Никифорова Л.Д.* Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.
30. *Юдин Ю.П.* Лиственничные леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3, ч. 1. С. 158–185.
31. *Мартыненко В.А.* Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: Лесная промышленность, 1999. С. 105–131.
32. *Юдин Ю.П.* Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 493–571.
33. *Чертов О.Г.* Определение типов гумуса лесных почв. Л.: ЛенНИИЛХ, 1974. 16 с.
34. *Сукачев В.Н.* Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М.: Сельхозгиз, 1931. 328 с.
35. *Нешиатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. и др.* Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб.: Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. 154 с.
36. *Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смологонов Е.П.* Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск: Ин-т экол. растений и животных УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
37. *Сабуров Д.Н.* Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.
38. *Поварицын В.А.* Типы лесов сибирской лиственницы СССР // Сборник трудов СибЛТИ. Л.: Гослестехиздат, 1941. С. 17–51.
39. *Непомилуева Н.И., Дурягина Д.А.* К истории лиственничников Среднего Тимана в голоцене (Коми АССР) // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 3. С. 326–335.
40. *Колесников Б.П.* Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука, 1985. 216 с.
41. *Полуяхтов К.К.* Растительность Свердловской области // Ученые записки Смоленского педагогического института. 1958. Вып. 6. С. 3–317.
42. *Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А.* Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.
43. *Последний европейский ледниковый покров.* М.: Наука, 1965. 219 с.
44. *Гричук В.П.* История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
45. *Prentice I.C., Jolly D. et al.* Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 3. P. 507–519.
46. *Игошина К.Н.* Растительность Урала // Труды БИН АН СССР. 1964. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 16. С. 83–230.
47. *Золотовский М.В.* Лиственничные леса верховьев р. Чульчи // Труды Алтайского государственного заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 95–116.
48. *Крылов Г.В., Крылов А.Г.* Леса Западной Сибири // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 157–247.

49. Тюлина Л.В. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // Известия ГО СССР. 1931. Т. 63, вып. 5–6. С. 453–499.
50. Мартыненко В.Б., Соломещ А.И., Журнова Т.В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа: Гилем, 2003. 203 с.
51. Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем, 2008. С. 124–240.
52. Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
53. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.
54. Камелин Р.В. Происхождение темнохвойной тайги: гипотезы и факты // Флора и растительность Алтая: Труды Юж.-Сибир. бот. сада. Барнаул, 1995. С. 5–29.
55. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Барнаул. ун-та, 1998. 240 с.
56. Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Советская ботаника. 1937. Вып. 4. С. 16–45.
57. Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Советская ботаника. 1939. Вып. 6–7. С. 67–99.
58. Крылов А.Г., Речан С.Л. Типы лиственничных и кедровых лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 222 с.
59. Речан С.Л. Классификация лиственничных лесов Горного Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск: ИЛИД СО РАН, 1969. Вып. 2. С. 78–100.
60. Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl. Stuttgart: Ulmer, 1996. 1095 s.
61. Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1972. Т. 25. С. 1–96.
62. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.

Поступила в редакцию 03.12.2010 г.

Ива В. Kucherov¹, Andrei A. Zverev²

¹Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Science, Saint-Petersburg, Russia

²Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

SIBERIAN LARCH FORESTS IN THE NORTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA. II. NORTHERN AND MIDDLE TAIGA FORESTS

According to the dominant-floristic approach to vegetation, 10 syntaxa of northern and/or middle taiga Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) forests, namely 4 associations with 9 subassociations, were distinguished in the North-East of European Russia (all the units are given in the synoptic table). The 4 of them are known to grow both in the North-East Europe, the Urals, and the Western Siberia. These are all the 3 subassociations (*empetretosum*, *typicum*, and *myrtilletosum*) of the post-fire feathermoss-dwarfshrub-larch forest *Hylocomio-Vaccinio-Laricetum* (L.), also the *Rubo saxatili-Vaccinio-L.* subass. *gymnocarpietosum* which is formed both on limestone and gypsum outcrops and after fires in silicate boreal-forest landscapes.

The **Ledo-L.** in the Pinega R. basin (Arkhangelsk Region) represents the south-westernmost karst-restricted outcrop of the association widespread in the boreal north of Western Siberia. Within the boreal-forest zone of Europe, it is a peculiar syntaxon with the ancient-Holocene hypoarctic features of its vascular flora, rich in dwarfshrub species like *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, sometimes even *Dryas octopetala*.

The herb-feathermoss larch forest association **Rubo saxatili-Vaccinio-L.** is mainly typical of the carbonate/sulfate landscapes of the area. Its subassociations **typicum** and **juniperetosum** seem to be endemic for the European North-East and the sulfate karst landscapes of the Pinega R. area, respectively. Subass. **juniperetosum** is distinguished by a set of calciphytes (*Epipactis atrorubens*, *Carex ornithopoda*, *Viola collina*, *Koeleria grandis*) and also light-demanding disturbance-dependent species (*Calamagrostis epigeios*, *Hieracium laevigatum* s.l., etc.); its stands are usually with a dense layer of *Juniperus communis* s.l.

The **Rubo saxatili-Vaccinio-L.** as a vegetation type probably evolved from the **Aconito-L.** subass. **typicum**, a tall-herb larch forest type with *Aconitum septentrionale* which occurs both in limestone/gypsum areas and in non-flooded localities in silicate landscapes of the Russian plain north and the Northern Urals. The **Aconito-L. typicum**, in its turn, probably originated from the herb larch forests of the Middle and the Southern Urals, preserved since the Late Pleistocene. The **Aconito-L.** subass. **spiraetosum medii** represents a relict type, preserved on limestone of the Timan Ridge and the Northern Cis-Urals since the Riss-Würm interglacial. Its stands are typical of findings of both arctic-alpine (*Poa glauca*) and forest-steppe (*Pulsatilla patens*, *P. flavescens*, *Spiraea media*) plants.

Whereas the **Aconito-L.** subass. **calamagrostietosum langsdorffii** is neo-endemic, restricted to the Holocene terraces in the Timan floodplains. The dwarfshrub-feathermoss forest types could also develop from the herb-feathermoss ones probably during the Middle or even Late Holocene.

Key words: *Larix sibirica*; northern taiga; middle taiga; North-East of European Russia; limestone; gypsum; karst; forest fires; classification of vegetation.

Received December 3, 2010